

人工饲养环境下长江江豚的行为谱的构建

肖建强 王 丁

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072; 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:对行为的定义和描述是定量开展行为学研究的前提与基础。通过对人工饲养环境下长江江豚行为的观察、记录和分析, 定义和描述了长江江豚近40种行为。在此基础上, 初步构建了人工饲养环境下长江江豚行为学研究所必需的行为谱, 由活跃的水面行为、玩耍、索食、社群行为、性行为、休息、摩擦、杂类八个类别组成。文中对某些行为可能具有的生物学意义进行了初步的分析和讨论。

关键词:长江江豚; 行为; 行为目录; 行为谱

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2005)03-0253-06

对行为的定义与描述是定量开展一切行为学研究的首要步骤^[1,2]。在此基础上, 根据行为的形式或功能, 动物的行为可以按照一定的组织构建为行为目录。若该目录所记录到的行为接近研究动物所能表现出的全部行为, 该行为目录又被称为行为谱(Ethogram)。一种动物的行为谱不仅可以为行为学研究, 亦可为该物种其他学科的相关研究中需定量记录行为时提供基础, 还可通过对不同物种的行为进行比较研究行为的进化和发展。

长江江豚(*Neophocaena phocaenoides asiaeorientalis* Pilleri and Gühr, 1972)是仅生活于我国长江中下游及与之相邻的鄱阳湖、洞庭湖水域的一种小型齿鲸。对长江江豚的行为学观察始于20世纪70年代末期^[3,4]。到目前为止, 虽已经积累了对于一部分行为的描述, 但是资料相对有限^[5-7]。Wang已经定义了26种行为^[8], 但其研究对象主要局限于未成年个体, 且观察时间局限于上午, 文中所提供的行为目录很可能是不完整的。

本研究通过对人工饲养的3头长江江豚的行为观察和记录, 初步定义了近40种人工饲养环境下长江江豚的行为, 并初步构建了人工饲养环境下长江江豚的行为谱。

1 材料与方法

研究对象为饲养于本所白暨豚馆的3头长江江豚, 其中一雄(M)一雌(F1)两豚于1996年12月分别捕自湖北长江嘉鱼和监利江段, 另一头雌豚(F2)于1999年12月自湖北长江天鹅洲白暨豚国家级自然保护区引进。根据Zhang提出的体长与年龄的关系模型^[9], 本研究开始时, M与F1为成年个体, F2为亚成年。

自1999年12月至2000年1月对人工饲养下长江江豚的行为进行初步观察(观察对象还包括短期饲养的另外3头雄性1头雌性长江江豚, 观察期间陆续死亡或转移至湖北长江天鹅洲白暨豚国家级自然保护区), 观察时间包括白天和夜间, 积累了对长江江豚行为的初步认识和一定数量的对行为的文字描述。2000年5月至7月间, 摄像记录了3头长江江豚的行为, 主要是水下行为。因水下能见度的限制, 采样时间限于白天。在分析以上资料后, 2001年12月采用焦点采样法^[10]分别对3头个体进行更为系统的观察, 口述记录和描述了观察到的行为。观察在池边进行, 记录期间水质状况允许对动物的水上水下连续跟踪。采样时间包括白天和夜晚。

收稿日期: 2004-05-27; 修订日期: 2005-01-20

基金项目: 中国科学院创新领域前沿项目(220103)资助

作者简介: 肖建强(1977—), 男, 汉族, 湖北武汉人; 博士生; 主要从事长江江豚行为学研究。本研究开展期间得到鲸类保护生物学学科组各位同仁的大力协助, 作者在此深表谢意。

通讯作者: 王丁, E-mail: wangd@ihb.ac.cn

本文仅列举了在 2001 年 12 月记录到的行为类型,此前虽有记录但未被重复观察到的行为没有被采用。行为名称的英文翻译参阅有关文献[11—13]。根据行为的结构、形式以及可能具有的功能,初步构建了人工饲养环境下长江江豚的行为谱。

2 结果

2.1 行为

共定义了以下近 40 种行为,行为的发生在时间上不完全互斥,即一个个体有可能在同一时刻进行几种不同行为。

游动(Move):借助尾部的上下摆动产生向前的位移,是最常见的行为,也是最主要的运动形式。游动中会借助转体、转向改变原运动姿势或轨迹。

滑行(Glide):仅借助之前的游动的惯性,而不依赖尾部摆动的推动向前移动。

换气(Respiration):呼吸孔在水面以上完成呼吸过程。

下沉(Sink):不借助任何动作,保持原来的姿势在重力作用下发生由水面或接近水面处向水底的位移。

漂浮(Float):在水面或接近水面处体轴水平保持静止,但尾柄可能下垂。漂浮时身体可能与池壁接触,并可能向一侧倾斜直至腹面向上。

悬浮(Hang):身体在水中竖直向上保持静止。悬浮时吻端或头顶可能与池壁接触。

摩擦(Rubbing):身体的任一部分与豚池的任一部分如池壁、池底或较突出的边沿上接触并同时发生相对位移。

平躺(Lie on bottom):体轴水平停留在池底平坦处,包括出水口和治疗平台,有时会腹面向上。M 躺底时吻端常朝向其他个体,并随其运动而改变朝向和姿势(借助鳍肢和颈部的动作),身体甚至会由水平变为斜立或直立,仅保持尾部与池底接触。

弓曲(Arch):水平漂浮于水中或水面时身体向背/腹面尽量弯曲成弓形、反弓、或“S”形,并短暂地保持这一姿态。

旋转(Roll):行进中或原地绕身体纵轴(向左/向右)转体 360 度,可以连续旋转多圈,旋转的速率可快可慢,发生时所在位置可位于水面以下、水面或空中。

向内回环(Side circle):体轴水平,身体左侧(或右侧)朝上右侧(或左侧)朝下,头尾躯干向腹面弯曲,在水平面上沿环状轨道(半径不大于一倍体长)

顺/逆时针转圈,转速较高,可以连续转动多圈。

下颌拍打水面(Chin slap):头部抬起出水后落下时下颌拍打在水面上。

点头(Head jerk):头部突然前后或左右运动,幅度和频率可变,有时伴有鳍肢摆动。

躯干拍打水面(Body slap):从空中入水时身体(腹面、背面或侧面)直接击打在水面上。

尾鳍拍打水面(Fluke slap):水面上水平姿势尾鳍出水向下(连续)拍打水面。有时尾鳍入水后继续用力向下运动直至明显低于躯干所在平面,同时在水面下形成大量气泡。

尾鳍“招手”(Fluke wave):在接近水面处腹面向上,尾柄向腹面弯曲,并向腹面摆动尾鳍。

快速游动(Fast swim):游速较快,伴有大幅度的尾部摆动加速动作,有时亦可伴有滑行。

掀浪(Wave making):贴近水面前进的同时尾鳍在水下用力反复上下摆动,在水面掀起前进方向与体轴平行的较大波浪。常伴随快速游动。若停止摆动尾鳍,动物可随波浪前进甚至冲至池边。

高出水呼吸(Porpoise):换气时体轴基本保持水平,躯干部 1/2 或更多部分露出水面,但尾鳍不露出水面,露出水面的背部至尾柄常呈弓形。常与快速游动同时发生,有时伴有旋转。入水有时躯干拍打水面。

直立出水(Spy hop):躯干基本竖直向上冒出水面,吻端或更多部分出水,并保持片刻静止。不一定同时换气,有时同时伴有旋转,常伴有吐水、索食等行为,入水时可能倒下变成躯干拍打水面,也可能直接下沉。

跳跃(Breach):身体快速完全冲出水面,常尾随快速游动发生,有时在空中同时伴有快速的旋转,或者身体在空中发生翻转变为尾部朝上。入水时可能躯干拍打水面,也有可能头部在下率先入水。

操纵物体(Object manipulation):对于水面或水中的物体(如水听器/电缆、水质监测装置及其他落入水中的物体包括饵料鱼等)的接近、探测、或在附近停留、或用嘴咬或吞入吐出、或用身体任何部分接触或摩擦等行为,通常身体处于漂浮或悬浮状态。

操纵气泡(Bubble manipulation):由呼吸孔/嘴中产生单个的或成串的气泡,常会伴随气泡上浮并用吻端接触气泡或吞入气泡。

吐水(Spit):动物吻端出水,自口中射出小股水流。若吻端竖直向上,水流射出后会直接落入口中。可以重复进行多次。有时也可在水下贴近水面处发

生。吐水时身体一般处于悬浮或漂浮状态,可伴随直立出水发生,亦可在水面前进时发生。

拱水(Neck undulation):漂浮水面,吻端没入水中,颈部反复向背面弯曲/伸展,并伴有吻端同步前后移动。

喷水(Spout):吻端在水面以上向水平方向或斜上方有力喷射水流,比吐水射程远、水量大,水流通常直接喷射在墙壁或岸上。喷水常在前进过程中或直立出水时发生,可重复多次。亦可在索食中发生。

合游(Swim in unit):一个以上个体、体轴平行、前后差距一倍体长以内,同向运动 1s 以上。任意两豚横向间距不超过 2 倍体长,有时间距极小,甚至背-腹或腹-腹相贴。合游中可能有接触,但无明显的相互作用,且对维持合游无影响。

互作(Interaction):由一个以上个体参与的除性行为外的任何形式的相互作用,包括有明确指向的接近、尾随、“旁观”、追逐与逃逸、身体接触等。

性行为(Sexual behavior):M 阴茎勃起后接近或接触其他个体的任何行为。

游荡(Milling):单独游动或合游,频繁改变方向,游速不定。

排粪(Defecate):排出粪便。

勃起(Alone erection):与性行为不同,发生时 M 一般为漂浮,躯干及尾部向内而颈部向内或向外极力弯曲,同时生殖器完全勃起。发生时近处无其他个体或勃起无明显指向,且发生后不接近、接触其他个体。

喷汽(Chuffing):在水面换气时用力呼气产生柱状的白色水汽,同时发出粗短的出气声。有时连续几次换气均喷汽。

“打喷嚏”(Sneeze):换气时发出较响的“喷嚏”声,如同气体在挤压下喷出的声音。有时连续几次换气均发出较响的“喷嚏”声。

水面发声(Squeeze):在水面上发出叫声,不一定伴随换气,声源可能是在气孔附近。

索食展示(Begging food display):漂浮或悬浮停留在喂食处或观察者面前,可同时伴随直立出水、张嘴、点头、摆动鳍肢。

索食喷水(Begging food spout):索食同时直立出水(或在水下)对喂食处、喂食者或观察者喷水,有时水流较弱和吐水接近,但目标明确。

合游转圈休息(Co-swimming resting):两豚长时间顺时针方向沿环形轨迹合游,横向间距 1—2 倍体长,相对位置较为稳定,游动动作同步但较为缓慢、

僵硬。仅在 M 与 F1 间观察到。

蹭排水口休息(Rubbing resting):腹面斜向上沿逆时针方向绕池底排水口长时间游动,同时背部在排水口边缘持续摩擦,动作机械。仅在 F2 观察到。

2.2 行为谱

根据行为的结构、形式和/或发生的场合以及行为可能的功能,将上述的行为划分为如表 1 所示的八个类别:活跃的水面行为;玩耍(单一个体对环境中的物体,包括水流、气泡的操纵);索食(形式与喂食/训练中动物的一些行为一致的行为);社群行为;性行为;休息(完全不动或动作较为缓慢、机械,同时对周围环境的不敏感);摩擦;杂类。上述游动、滑行、下沉、换气四种行为因为极为常见,且几乎贯穿于其他各种行为的过程之中,在一般的观察中均不予记录,同时也没有被纳入本文所提供的行为谱中。

表 1 人工饲养下长江江豚行为谱

Tab.1 A partial ethogram of the captive Yangtze finless porpoise, the name of each general behavioral category was highlighted.

活跃的水面行为(Aerial display and surface behavior, AD)

旋转(Roll)

向内回环(Side circle)

快速游动(Fast swim)

躯干拍打水面(Body slap)

尾鳍拍打水面(Fluke slap)

下颌拍打水面(Chin slap)

高出水呼吸(Porpoise)

直立出水(Spy hop)

跳跃(Breach)

掀浪(Wave making)

玩耍(Play, PL)

操纵物体(Object manipulation)

操纵气泡(Bubble manipulation)

吐水(Spit)

拱水(Neck undulation)

喷水(Spout)

索食(Begging food, BF)

索食展示(Begging food display)

索食喷水(Begging food spout)

点头(Head jerk)

社群行为(Socialization, SC)

合游(Swim in unit)

互作(Social interaction)

续表

性行为 (Sexual behavior, SX)

休息 (Resting, RS)

合游转圈休息 (Co-swimming resting)

蹭排水口休息 (Rubbing resting)

漂浮 (Float)

悬浮 (Hang)

摩擦 (Rubbing, RB)

杂类 (Miscellaneous, OT)

游荡 (Milling)

排粪 (Defecate)

尾鳍“招手” (Fluke wave)

平躺 (Lie on bottom)

勃起 (Alone erection)

弓曲 (Arch)

喷汽 (Chuffing)

“打喷嚏” (Sneeze)

水面发声 (Squeeze)

3 讨论与结论

行为谱的最主要用途是用于行为观察和研究中的定量分析,因此所记录的行为应该具有易于辨别、可重复记录的特点。由于鲸类动物在水中的运动几乎从不停止,行为单元几乎是连续变化的,使用如 Schleidt 等所提出的一般动物精细的行为定义不具有可操作性^[14],而且定义过多的行为在观察中也难以记录,对于只受过有限训练的观察者来说尤其如此。因此,在权衡从行为记录中所能获得的信息和记录、分析的工作效率后,本文主要定义了具有明显特征、易于识别的行为。相比较而言,这样的定义更易于被不同的研究者重复采用,也更容易与其他研究进行比较^[11,15]。另一方面,由于条件限制,到目前为止野外观察的鲸类行为一般仅能划分为几个大的行为类别,如旅行、社群行为、休息、摄食等^[6]。本文通过对人工饲养环境下长江江豚的行为观察,对其行为样式进行了更为详细的描述和划分,这对于自然环境中长江江豚行为的研究也提供了一定的基础。当然,由于本文未对行为的生物学意义进行深入的分析 and 讨论,不能完全排除存在着将形式相似但实质有所差异的行为定义为同一种行为的可能。因此,本文中对各种行为的定义还只是一个初步的工作,有待更深入的研究。

Chen 等对野外长江江豚的行为记录中报道了

类似于本文中跳跃、直立出水等行为^[3]。Hou 在观察一头人工饲养的成年雄性长江江豚时,记录到类似于本文中直立出水、高出水呼吸、旋转等行为^[16]。本研究记录和描述了长江江豚在人工环境下更为丰富的水面行为。Wang 在 1997 年 1 月至 1998 年 1 月间对本文所研究的 M 和 F1 进行了观察,描述了类似于本文掀浪、旋转等行为^[8],但没有记录到在水面上的其他如跳跃、高出水呼吸、直立出水等行为,这可能与当时研究对象年龄较小有关,也可能与当时行为观察的采样时间集中于上午有关。

本研究中记录到的喷水行为在前人对长江江豚的研究中已有报道^[5,8,17]。Hua 等与 Wang 等认为此类行为可能与摄食有关^[5,17]。在一次偶然以活鱼投喂时,作者曾观察到一头长江江豚对游入豚池边角落内的饵料鱼喷水,看上去想借此使鱼移动到更易捕食的地点,似乎表明喷水行为在某些时候确实与摄食有关。但是,由于本研究过程中一直为人工投喂,因此在非摄食/索食场合记录到的此类行为在本文中被归入玩耍行为。Wang 等亦推测该行为具有嬉戏的性质^[17]。另外, Yang 等还观察到一头雌性江豚在分娩前发生喷水行为^[7]。该行为的发生机制可能较为复杂,是否分别具有摄食、玩耍或其他功能还有待进一步的研究。对喷水行为在野外的记录仅限于围养时,尚无自然环境下的记录,这可能与完全自然条件下难于近距离观察有关,也可能与该行为本身的引发机制有关。

本研究通过较为系统和长期的观察,初步构建了人工饲养环境下长江江豚的行为谱,在此基础上可以开展更为系统的行为学研究工作,同时为长江江豚的人工繁殖研究提供一定的基础。由于研究群体年龄、性别组成的限制,本行为谱尚不完整。因此在未来的研究中还可以考虑对更多其他个体进行观察,增大观察的时间跨度,并对不同季节的观察结果进行比较,借此来完善人工饲养环境下长江江豚的行为谱。

参考文献:

- [1] Lehner P N. Handbook of Ethological Methods (2nd edition) [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996
- [2] Martin P M, Bateson P. Measuring Behaviour, an Introductory Guide (2nd edition) [M]. London: Cambridge University Press, 1993
- [3] Chen P, Liu P, Liu R, et al. The distribution, ecology, behavior and protection of the dolphins in the middle reach of Chang Jiang River (Wuhan-Yueyang) [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1980, 11: 73—84 [陈佩薰, 刘沛霖, 刘仁俊, 等. 长江中游豚类的分布、生

- 态、行为和保护.海洋与湖沼,1980,11:73—84]
- [4] Zhou K, Pilleri G, Li Y. Observations on baiji and finless porpoise in the lower reaches of the Yangtze River, with remarks on physiological adaptations of baiji to the environment[J]. *Science Sinica*, 1980, 4: 363—369[周开亚, G. Pilleri, 李悦民. 长江下游南京到太阳洲段白暨豚和江豚的观察. 中国科学(B), 1980, 4: 363—369]
- [5] Hua Y, Xiang C, Dong M, et al. Study on the sexual and feeding behavior of the captured black finless porpoise (*Neophocaena phocaenoides*) in Yangtze River[J]. *Resources and Environment in the Yangtze Valley*, 1994, 3: 141—146[华元渝, 项澄生, 董明琳, 等. 长江江豚的交配行为和摄食行为的研究. 长江流域资源与环境, 1994, 3: 141—146]
- [6] Wei Z, Wang D, Zhang X, et al. Population size, behavior, movement pattern and protection of Yangtze finless porpoise at Balijiang section of the Yangtze River[J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2002, 11: 427—432[魏卓, 王丁, 张先锋, 等. 长江八里江段江豚种群数量、行为及其活动规律与保护. 长江流域资源与环境, 2002, 11: 427—432]
- [7] Yang J, Zhang X, Yukiko H, et al. Observations of parturition and related behaviors of finless porpoise (*Neophocaena phocaenoides*) in Enoshima Aquarium, Japan[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1998, 29: 41—46[杨健, 张先锋, 堀由纪子, 等. 江豚的分娩及相关行为观察. 海洋与湖沼, 1998, 29: 41—46]
- [8] Wang K. Behavioral development of the Yangtze finless porpoise during the early captive period[D]. Thesis for Master of Science. Institute of Hydrobiology, the Chinese Academy of Sciences, Wuhan, 1998[王克雄. 豢养初期长江江豚的行为发展. 硕士学位论文, 中国科学院水生生物研究所, 武汉 1998]
- [9] Zhang X. Studies on the age determination, growth and reproduction of finless porpoise *Neophocaena phocaenoides*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1992, 16: 289—298[张先锋. 江豚的年龄鉴定、生长和生殖的研究. 水生生物学报, 1992, 16: 289—298]
- [10] Altmann J. Observational study of behavior: sampling methods[J]. *Behaviour*, 1974, 49: 227—267
- [11] Dudzinski K M. Communication and Behavior in the Atlantic Spotted Dolphins (*Stenella frontalis*): Relationships Between Vocal and Behavioral Activities[D]. Thesis for Ph. D. Texas A & M University, 1996. Galveston
- [12] Östman J S O, Folkens P A. A vocabulary to describe dolphin behavior. Unpublished Manuscript, 1991
- [13] Weaver A C. An Ethogram of Naturally Occurring Behavior of Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*) in Southern California Waters [D]. Thesis for Master of Science. San Diego State University 1987
- [14] Schleidt W M, Yakalis G, Donnelly M, et al. A proposal for a standard ethogram, exemplified by an ethogram of the bluebreasted quail (*Coturnix chinensis*) [J]. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 1984, 64: 193—220
- [15] Martinez D R, Klinghammer E. A partial ethogram of the killer whale (*Orcinus orca* L.) [J]. *Carnivore*, 1978, 1: 13—27
- [16] Hou Y Study on biology of finless porpoise from Yangtze river in captivity[J]. *Journal of Aquaculture*, 1993, 5: 13—17[侯亚义. 长江江豚的饲养与观察. 水产养殖, 1993, 5: 13—17]
- [17] Wang D, Zhao Q, Wang K, et al. Observations on behaviors of the Changjiang finless porpoise in a net circle in river and in pools[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1997, 21: 306—311.[王丁, 赵庆中, 王克雄, 等. 长江围养和饲养池中江豚行为的几点观察. 水生生物学报, 1997, 21: 306—311]

CONSTRUCTION OF ETHOGRAM OF THE CAPTIVE YANGTZE
FINLESS PORPOISES, *NEOPHOCAENA PHOCAENOIDES*
ASIAEORIENTALIS

XIAO Jian-Qiang and WANG Ding

(*Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072; Graduate*

School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039)

Abstract: Quantitative study of behavior should be preceded by precise description and definition of behavior. Therefore, an ethogram, which includes the comprehensive descriptions of the characteristic behavior of a species, should be constructed before any behavioral and behavior related study on the species. Although it has been started since 1970s', the behavioral studies on the Yangtze finless porpoise were generally unsystematic and descriptive. In order to develop an ethogram of the species for further behavioral and other studies, the behavior of three captive Yangtze finless porpoises, one adult male, one adult female and one sub-adult female, were observed and analyzed. Two months of preliminary observations were carried out between December, 1999 and January, 2000, aimed at obtaining a basic understanding of both the subjects and the behavior of them. The observations were made day and night, from the tank side above the water surface, mainly following the focal animal sampling protocol. Between May and July, 2000, *ad libitum* diurnal recording of the underwater behavior of the animals were made through video taping. After analyzing the record of the above observations, systematic focal animal sampling on the behavior of the animals across the 24 hr cycle were performed during December, 2000, from the tank side above the surface. Approximately forty behavior patterns of the animals were defined. According to the appearance and possible function of the behavior, the ethogram for captive Yangtze finless porpoise was constructed. The ethogram was composed of eight general behavioral categories, i.e. aerial display and surface behavior, play, begging food, socialization, sexual behavior, resting, rubbing, and miscellaneous. Even though possibly incomplete, the ethogram is likely to provide a valuable basis for further study on the Yangtze finless porpoises. Possible biological significance of some behaviors was discussed.

Key words: Yangtze finless porpoise; Behavior pattern; Behavior catalogue; Ethogram